Trans. mycol. Soc. Japan 25: 461–474, 1984

ブナ林リター層におけるブナ辺材小片分解初期の菌類遷移*

岡田　元[1]・徳増　征二[2]・原口　隆英[3]・椿　啓介[1]

[1]筑波大学生物科学系，〒305 茨城県新治郡桜村；[2]筑波大学菅平高原実験センター，
〒386-22 長野県小県郡真田町菅平；[3]東京農工大学農学部，
〒183 東京都府中市幸町

Early stages of fungal succession on small beech sapwood strips in a beech forest litter

Gen OKADA[1], Seiji TOKUMASU[2], Takafusa HARAGUCHI[3] and Keisuke TUBAKI[1]

[1] Institute of Biological Sciences, University of Tsukuba, Sakura-mura. Ibaraki 305, Japan; [2] Sugadaira Montane Research Center, University of Tsukuba, Sanada-machi, Nagano 386-22, Japan; [3] Faculty of Agriculture, Tokyo University of Agriculture and Technology, Fuchu, Tokyo 183, Japan

(Accepted for publication 29 November 1984)

Key Word Index——fungal succession; sapwood decay; beech forest litter.

Summary

Small strips of beech sapwood were placed on the litter of a climax *Fagus crenata* forest, and the fungal succession associated with the decay of the strips was followed for six months thereafter. The initial colonists mainly consisted of the common early invaders of various dead plant materials. They were followed by the second group which was comprised of basidiomycetes, several hyphomycetes which are common on decaying wood and bark, and common soil fungi. The wood-rotting basidiomycetes did not appear as dominant colonies within the period of the experiment. The fungal flora which developed on the decomposing sapwood strips was characteristic and differed from that of the both the decaying leaves and twigs in the same litter.

菌類遷移には落葉，落枝などの基質上で繰り返される遷移 (substratum succession) と生息場所の遷移により極相に達する遷移 (seral succession) とがある (Park, 1968). したがって，極相林には後者の遷移の極相にあたる菌類群集が存在することになる．ブナ林は北半球冷温帯

* 筑波大学菅平高原実験センター業績81号.
本研究は文部省科学研究補助金総合研究 (A) No. 56360014 (1981) によるものである.

の極相林の1つで，本邦ではブナ (*Fagus crenata* Blume.) が極相林を形成する．

ブナ林における基質上の菌類遷移は落葉，落枝などについて研究されてきた．落葉分解に伴う菌類遷移と菌類の役割については，Saito (1956, 1957, 1966) が八甲田山のブナ林で詳細な研究を行い明らかにした．また，Hogg らは英国のヨーロッパブナ (*F. sylvatica* L.) の着生葉から落葉後18ケ月までの遷移を追い，菌の役割について検討した (Hogg, 1966; Hogg and Hudson, 1966)．他方，材基質については，Chesters (1950) や上山 (1961) により丸太や枝の分解に伴う菌類遷移について，また Caldwell (1963) により実験的な方法によって根と小枝上の菌類遷移が研究された．落葉分解に伴う菌類遷移と菌類の役割については上述の研究によりかなり詳しく把握されたが，材基質の場合は，大きさ，構造，成分とも多様であり従来の研究だけで十分とは言い難い．

筆者らは，ブナ辺材の小片を材基質の1モデルとし，1981年4月に辺材片をブナ林リター層表面に置き，木片上で起る遷移について調査を続けてきた．本報では木片設置から6ケ月後までに行った調査結果をまとめて述べる．

材 料 と 方 法

実験林：長野県小県郡真田町大洞のブナ自然林を実験林として選んだ（図1）．この林には平均胸高直経 35.5 cm のブナが 14本/400 m^2 の密度で生育し，林床植生はまばらである（林一六氏私信）．実験区を設置した場所は標高約 1,350 m であった．なお，ブナ林の北北東約 4.5 km のほぼ同じ標高にある筑波大学菅平高原センターの観測結果によれば，1981年の年平均気温は 6.7°C, 年間降水量 963.5 mm であった．また，根雪日数は平年で100～120日である．

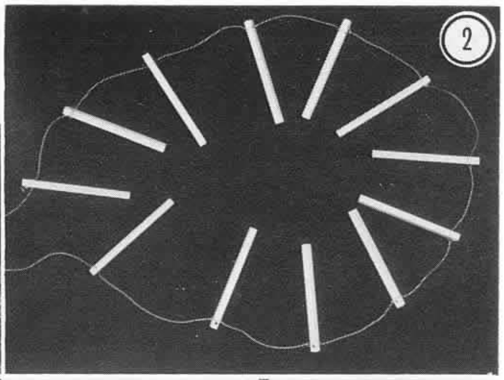
試験片：単一の状態のブナ辺材から 78×5×5 mm の大きさの木片を切り出し実験に用いた．各木片の一端に電気ドリルで小孔をあけ，これを長さ約 1.5 m のポリプロピレン製細紐に約 10 cm 間隔で12木片締りつけ，一連とした（図2）．これをクリーンベンチ内に並べて紫外線に晒し，表面殺菌した．この際木片のどの面にも最低4時間紫外線が当るようにした．殺菌した木片と紐は1連づつポリエチレン袋に入れブナ林へ運んだ．

試験片の設置と回収：林床の雪が消えた直後の1981年4月24日に上述の方法で準備した試験片付の紐を約 30 cm 間隔でリター表面に平行に並べた（図3）．サンプリングは設置後6ケ月後までは1ケ月間隔，その後は6ケ月あるいは1年間隔で行った．各回収時に1連をポリエチレン袋に入れ筑波大学菅平高原実験センターに持ち帰り，直ちに後述の方法で処理した．

試験片の洗浄：回収した試験片の10片を紐からはずし供試した．試験片の表面には多くの菌類胞子が付着しているので，徳増（1980）の方法により洗浄した．すなわち，直径 18 mm のキャップ付試験管に1試料片を入れ洗浄液 10 ml(0.005%スルホコハク酸ジオクチルナトリウム水溶液）を注入し，フラッシュミキサーで1分間激しく振とうする．この操作を15回繰り返した後，滅菌蒸留水で5回洗浄する（図4）．洗浄した試料片を滅菌シャーレ内の滅菌沪紙上に移し一昼夜置いた後，直径 9 cm の滅菌シャーレに予め固化させておいた½希釈コーンミール寒天培地上に1平板あたり各1片接着させた．シャーレは室温で保存・培養した．なお，紫外線殺菌した試験片10片（以後原木片と記す）を対照として洗浄・培養し，出現菌を記録した．

また，試料設置時と各回収時にリター層 L 層より落葉を採取し，7 mm 角の断片を10片切り出し，上述の方法で洗浄・培養した．また2ケ月後以降の回収時に L 層から落枝（直径約3







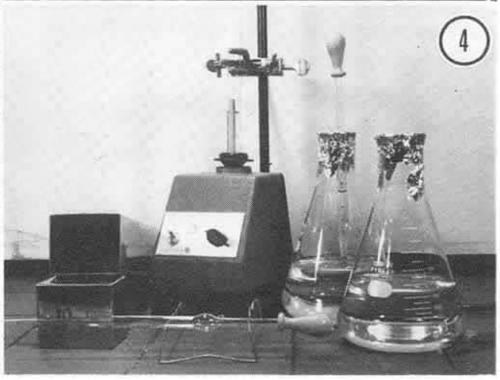


Fig. 1. Outside view of beech forest. Fig. 2. The beech sapwood strips tied with a string.
Fig. 3. The beech sapwood strips placed on the surface of beech litter.
Fig. 4. The implements used for the washing methods.

mm）を採取，約 7 cm の長さに切断したもの 4 本を同じ方法で洗浄・培養した．

菌の観察・分離・記録：平板を 1 週間間隔で 4 回，低倍率（×40，×100）で検鏡した．菌の出現の有無は子実体の有無によって記録したが，菌糸体の特徴によって確認したものも少数ある．菌の分離は火炎滅菌した細針を用いて行い，分離培地として LCA（三浦・工藤，1970）を pH 未調整のまま用いた．

各調査時に試料片から出現した各菌について次式により出現頻度 (FO) を求めた．落葉・落枝からの出現菌についても同様にして FO を求めた．

$$\text{出現頻度 (FO, \%)} = \frac{\text{ある菌の出現した試料片数}}{\text{総試料片数}} \times 100$$

また，2 調査時期の種構成の類似の度合を表わすため Sorensen の類似度指数 (ISs) を求めた．なお本報では spp. を 1 種として扱った．

$$\text{類似度指数 (ISs)} = \frac{2\times(\text{両方のリストに共通な種の数})}{(\text{各リストの総種数の和})}$$

結果と考察

原木片の菌類相：原木片から出現した菌およびその FO を表 1 に示した．原木片から出現し

Table 1. Percentage frequency of occurrence of fungi on test strips in litter*

Species	Sampling month (months)						
	Apr. (0)	May (1)	June (2)	July (3)	Aug. (4)	Sep. (5)	Oct. (6)
Arthrinium phaeospermum (Corda) M. B. Ellis	10						
Arthrinium sp.	60						
Aspergillus versicolor (Vuill.) Tiraboschi	10						
Bispora betulina (Corda) Hughes	10						
Chaetomium sp.	10						
Hormonema sp.	10						
Penicillium citrinum Thom	10						
Penicillium frequentans Westling	10						
Stachybotrys chartarum (Ehrenb. ex Link) Hughes	10						
Ulocladium atrum Preuss	10					10	
Penicillium thomii Maire	10				10	20	20
Penicillium spp.	10				40	30	60
Aureobasidium pullulans (de Bary) Arnaud	10	30		10			10
Aureobasidium spp.	50	60	50	50		70	80
Alternaria alternata (Fr.) Keissler	10	90	70	60	30	60	
Cladosporium cladosporioides (Fres.) de Vries	40	100	90	10	10	50	50
Phoma spp.	10	40	30	70	30	30	60
Trichoderma harzianum Rifai aggr.	20		10	40	30	30	50
Cladosporium macrocarpum Preuss		10					
Mariannaea elegans (Corda) Samson		10					
Botrytis cinerea Pers. ex Nocca & Balb.		10	10				
Penicillium multicolor Grigorieva-Manoilova		10	10				
Imperfect state of a basidiomycete		10					
Epicoccum purpurascens Ehrenb. ex Schlecht.		70	60	30			
Rhinocladiella intermedia Matsushima		10		30	50		
Rhinocladiella sp.		40		20			
Acremonium butyri (van Beyma) W. Gams		20				10	
Acremonium spp.		30	10		40	10	10
Chloridium sp.		20	40	40	40	30	40
Codinaea sp.		10		50	70	80	60
Fusarium spp.		10		20	30	60	
Gliocladium roseum Bain.		50	40	50	50	50	60
Mortierella spp.		10			10	30	
Mucor hiemalis Wehmer		10	20	60	50	90	90
Phoma cava Schulz.		60	60	30	40	40	30
Trichoderma polysporum (Link ex Pers.) Rifai aggr.		10	30	60		60	40
Xenosporium indicum Panwar, Purohit & Gehlot		20	40	50	40	70	70
Arthrobotrys sp.			10				
Phoma glomerata (Corda) Wollenw. & Hochapfel			10				
Unidentified 1			10				
Basidiomycetes			10	10	60	20	
Mortierella humilis Linnemann			40				40
M. ramanniana (Moller) Linnem.			10		20	30	

M. vinacea Dixon-Stewart			20	50	20	50	70
Phoma sp. 1			80	40	30	30	40
Choanephora sp.				10			
Chloridium clavaeforme (Preuss) W. Gams				30	30		
Cladobotryum sp.				10			
Conioscypha sp. 1				30	20		
Conioscypha sp. 2				10			
Dactylella ellipsospora Grove				10		80	80
Dactylella sp.				30			
Hyalodendron sp.				10			
Mortierella isabellina Oudem.				10			
Trichoderma spp.				20	10	10	
Verticillium spp.				10	20		
Aspergillus fumigatus Fres.					50		
Curvularia lunata (Wakker) Boedijn					10		
Phaeoisaria clematidis (Fuckel) Hughes					10		
Trichoderma pseudokoningii Rifai aggr.					20		
Absidia glauca Hagem						20	
Brachysporium nigrum (Link) Hughes						20	
Penicillium oxalicum Currie & Thom						10	
Phialophora melinii (Nannf.) Conant						10	
Phialophora verrucosa Medlar						20	
Trichoderma koningii Oudem.						20	10
Unidentified 2						10	
Unidentified 3						10	40
Haplographium delicatum Berk. & Br.							10
Mortierella globulifera Rostrup							80
number of species in each sample	18	24	23	31	28	33	22

* Percentage frequency of occurrence
=the number of test stripes on which a species developed/the number of test strips (10).

た18種の中で5種は，1ケ月後に回収した試料片からも出現したが，1ケ月後の総種数に占める割合は20.8%に過ぎなかった．また，原木片における FO の大小と1ケ月後の FO の大小との間には関連が薄かった．2ケ月以上経過した試料片からは他に4種が出現した．*Trichoderma harzianum* Rifai aggr. は2ケ月後に再出現し，6ケ月後まで出現し続けた．残り3種は4～5ケ月後に再出現し，原木片からの残存とは考えられなかった．

試料片上の菌類遷移：リター層に置き1ケ月経過した試料片からは24種が出現した(表1)．高頻度菌（FO>70%）は *Cladosporium cladosporioides* (Fres.) de Vries と *Alternaria alternata* (Fr.) Keissler の2種であった．両種とも原木片上の出現菌であったが原木片における FO は前者が40%，後者が10%であり，多くは新たに着生したものであろう．この2種と，原木片から出現せず1ケ月後に中頻度菌（40%<FO≦70%）として出現した *Epicoccum purpurascens* Ehrenb. ex Schlecht と *Phoma cava* Schulz. は，1～2ケ月後に最も高い頻度を示した後，次第に弱まり，*E. purpurascens* は4月後より出現しなくった．*C. cladosporioides, A. alternata* および *P. cava* は6ケ月後まで継続して出現するが，FO がピーク時にもどることはなかった．

Aureobasidium spp. と *Phoma* spp. は原木片着生のものがそのまま生育した可能性がある．しかし，前者は4ヶ月後に消失し，その後再出現，中頻度菌となったから，5ヶ月後以降のものは新たに着生したものであろう．

Gliocladium roseum Bain. も1ヶ月後に中頻度菌として出現した．この種はほぼ中頻度のまま6ヶ月後まで継続して出現した．

暗色系の菌糸や胞子を形成する *Xenosporium indicum* Panwar, Purohit & Gehlot と *Codinaea* sp. は低頻度菌（10%<FO≦40%）あるいは極度頻度菌（FO≦10%）として出現したが，時間の経過とともに定着試料片数を増し，5～6ヶ月後には高い頻度に達した．*Chloridium* sp. も1ヶ月後に現われ6ヶ月後まで継続して出現したが，50%以上になることはなかった。

生育が速く無色の菌糸を形成する *Fusarium* spp. *Trichoderma polysporum* (Link) Rifai aggr. と *Mucor hiemalis* Wehmer も，*X. indicum* と大体同じ消長パターンを示した．

1試料片から担子菌の1不完全世代が出現した．しかしこの菌はその後出現しなかった．

2ヶ月後の試料からは23種が出現し，1ヶ月後との間の ISs は59.6%であった．新たに出現したものが9種あった．*Phoma* sp. 1 は80%の高頻度で出現した．この種は3ヶ月後に40%に FO が落ちてしまったが6ヶ月後まで継続して出現し，前述の *C. cladosporioides* に代表されるグループに似た消長パターンを示した．*T. harzianum* は2ヶ月目に極低頻度菌として出現し，その後継続して出現し6ヶ月後には中頻度菌になった．またこの調査時に *Mortierella* 属菌が3種加わり，そのうち *M. vinacea* Dixon-Stewart は *Mucor hiemalis* と似た消長パターンを示した．

担子菌が1試料片から出現，分離された．この菌と培養上の特徴のよく似た担子菌が5ヶ月後まで続けて出現し，4ヶ月後には FO 60%に達した．

3ヶ月後に回収した試料からは31種が出現し，1ヶ月後との類似度指数は58.2%であった．この調査時に11種が新たに出現したがいずれも30%以下の FO で，6種はこの調査時のみで，3種は5ヶ月後には姿を消した．

4ヶ月目の試料からは28種が出現したが，1ヶ月目との ISs は50.0%に下った．この調査時に6種が新たに出現した．代表的な高温性菌である *Aspergillus fumigatus* Fres. は FO 50%の中頻度菌として出現したが，その後は記録されなかった．*Penicillium thomii* Maire と *Penicillium* spp. は6ヶ月後まで継続して出現した．*Rhinocladiella intermedia* Matsushima と Basidiomycetes はこの調査時に FO のピークを示したが，前述のように先行していた菌群は調査期間中最低かそれに近い FO を示したり（*C. cladosporioides* や *A. alternata*），出現しなかった（*T. polysporum*）．ISs がこの調査時より50%強にとどまったことと，上述の菌の消長から，3ヶ月後から4ヶ月後にかけて菌の交代が起ったと推測された．

5ヶ月後には33種が出現，1ヶ月後との ISs は52.6%であった。9種が新たに出現したがいずれも低頻度あるいは極低頻度菌で，そのうち6種はこの調査時のみに記録された．ネマトーダ捕食菌の *Dactylella ellipsospora* Grove は3ヶ月目に1試料から記録されていたが，この調査時に FO 80%で再出現し，6ヶ月後もその FO を持続した．

6ヶ月後には22種が出現し，1ヶ月目との ISs は52.2%であった．初めて記録された種は *Mortierella globulifera* Rostrup と *Haplographium delicatum* Berk. & Br. の2種のみであったが，前者は80%の高い FO を示した．

以上の結果を基に主要菌群やそれらの変遷を推測すると次のようになる.

ブナ林リター層表面に突然置かれた辺材片に，腐生菌の第一波として *C. cladosporioides* に代表される菌群が侵入，集落形成を行う．この菌群は1～2ケ月の間にピークを迎えそれ以後徐々に衰微する．第一波のピークが過ぎた頃から *X. indicum, Codinaea* sp. など暗色系菌を主体とする第2波の菌群が勢力を増し始める．*R. intermedia* など一部の種は盛夏前後にピークに達し，以後急速に衰えるが，この菌群全体としての拡大傾向は6ケ月後まで続く．一方，*Trichoderma* 属菌やケカビ目菌に代表される生長の速い土壌菌は1ケ月後に早くも木片上に現われ，個々の種の変動は激しいが全体として時間の経過とともに種数が増加し，FO が高くなる傾向を示しながら6ケ月後に達する．担子菌類には1ケ月後に早くも木片に着生するものもあるが，3ケ月後までは目立つことがない．しかし，4ケ月後に中頻度のレベルに達しピークをむかえる．しかしその後急速に衰えて6ケ月後には消えてしまう.

落葉上の菌類遷移：4月から10月までのL層葉上の菌類相を表2に示した．4月から9月までの結果は1980年10月の落葉上の遷移を表すが，10月の結果は1981年の落下直後の葉の菌類相である．したがって，後者を遷移の初期相と考えることができる．落葉直後の葉では落葉前に生育を開始した primary saprophytes (Hudson, 1968) が優勢で，*Sporobolomyces* など葉面酵母も残存する．枯葉は落葉すると間も無く雪に覆われ，翌年春まで雪下にとどまる．この間に起る遷移についてデータはないが，4月の結果から落葉前に着生していた第一次腐生菌類の大部分は越冬し，5月から7月にかけて発達のピークを示し秋に衰退するパターンで消長すると思われる．*Trichoderma* 属菌は落葉後に侵入し，雪解け直後にはすでに FO 70%を示した．この属菌全体を一括してみると，分解の進行につれほぼL層葉全体に拡がり，落葉後約11ケ月後には全葉に均一に分布するようになる．*Penicillium* spp. も大体同傾向で消長する．*G. roseum* も4月にすでに中頻度菌であったが，7月以降衰退傾向となる．ケカビ目の *Mortierella* 属菌は辺材片上の場合と同じ分解進行につれて種数が増加する傾向を示した．担子菌類は8月すなわち落葉後約10ケ月経過した段階で始めて出現し，11ケ月後にも記録された．しかし，その FO は10%で，L層では優占菌ではないと考えられる.

落葉上の菌類相：表3に7月から10月までの落枝上の菌類相を示した．落葉は落下時期，堆積状況とも一様ではないから，表3は全体として夏から秋にリター層表面に存在した落枝上の菌類相を表すものである．第一次腐生菌は落枝上にもしばしば観察され，*Trichoderma* 属菌，*G. roseum* も辺材片，落葉と同様であった。暗色系の菌では *Chloridium* sp. と *Rhinocladiella* spp. が出現回数の多さと FO の高さで注目される．他に *Chloridium clavaeforme* (Preuss) W. Gams, *Phialophora* sp., *Oidiodendron griseum* Robak など腐朽材や樹皮などの材基質に広く分布している菌が落枝から出現した.

菌類相の比較：表4は本調査期間中に試料片（原木片を除く），落葉，落枝から出現した全ての種を，出現した基質の組合せによってまとめたものである．3つの基質に共通な種は16種であった．担子菌に関しては属種レベルの同定がなされていないので同一種か否かは不明である．残りは第一次腐生菌と土壌菌が大半を占めている．*Phoma cava* は辺材片や落枝で普通であるのに，落葉では稀で材基質に特異的な傾向を持つ可能性があるが，残りは特定な基質に特に多く出る傾向はなかった（表1，2，3）.

辺材片上と落葉上のみに出現した種は9種あった．*Codinaea* sp. と *R. intermedia* は辺材片上

Table 2. Percentage frequency of occurrence of species on litter leaves

Species	Sampling month (months)						
	Apr. (0)	May (1)	June (2)	July (3)	Aug. (4)	Sep. (5)	Oct. (6)
Hyalodendron sp.	30						
Nigrospora oryzae (Sacc.) Mason	20	20					
Arthrinium sp.	10			20			
Acremonium spp.	10	10		20	50		
Epicoccum purpurascens Ehrenb. ex Schecht.	40	10		20		10	
Mortierella spp.	10	10			50	30	
Aureobasidium spp.	40	80	30	20			60
Trichoderma spp.	70		40	50	60	100	
Alternaria alternata (Fr.) Keissler	50	10	10	30	60		20
Gliocladium roseum Bain.	40	30	50	10	20	30	
Penicillium spp.	20	10	10	30	30	50	
Cladosporium cladosporioides (Fresen.) de Vries	50	60	80	80	10	40	40
Phoma spp.	30	50	70	70	20	60	50
Trichoderma harzianum Rifai aggr.		20					
T. polysporum (Link ex Pers.) Rifai aggr.		30					
Unidentified 5		30					
Hormonema sp.		10					10
Phoma cava Schulz.		10			10		
Fusarium sp.?		30	20		20		30
Mucor hiemalis Wehmer		30	20		20		30
Verticillium spp.			10				
Aureobasidium pullulans (de Bary) Arnaud			10				10
Phoma glomerata (Corda) Wollenw. & Hochapfel			20	10			
Mortierella vinacea Dixon-Stewart			10	40	30	20	
M. humilis Linnemann				50			
Rhinocladiella intermedia Matsushima				10			
Aspergillus fumigatus Fres.				10		10	
Cylindrocarpon sp.				10	10		
Codinaea sp.					10		
Ascomycetes					10		
Basidiomycetes					10		
Mortierella ramanniana (Moller) Linnem.					10	10	
Aspergillus clavatus Desm.						10	
Penicillium oxalicum Currie & Thom						10	
Rhinocladiella sp.						10	
Unidentified 6						20	
Pestalotia sp.						10	10
Paecilomyces sp.							10
Sporobolomyces sp.							20

Table 3. Percentage frequency of occurrence of species on twigs

Species	Sampling month (months)				
	June (2)	July (3)	Aug. (4)	Sep. (5)	Oct. (6)
Mortierella spp.	50				
Phialophora sp.	25				
Mucor hiemalis Wehmer	25		25		
Penicillium spp.	25		25		
Chloridium sp.	75	75	50		
Basidiomycetes	25	25	25		
Arthrobotrys sp.	25			25	
Epicoccum purpurascens Ehrenb. ex Schlecht.	25		25		25
Aureobasidium spp.	50			25	50
Trichoderma spp.	50			75	75
Rhinocladiella spp.	50	75	25		75
Alternaria alternata (Fr.) Keissler	50	75	25		50
Gliocladium roseum Bain.	50	25		25	50
Phoma spp.	75		50	75	50
Cladosporium cladosporioides (Fresen.) de Vries	50	50	25	100	100
Chloridium clavaeforme (Preuss.) W. Gams		50			
Dactylella sp.		50			
Endophragmia sp. (?)		50			
Gliocladium sp.		50			
Mortierella vinacea Dixon-Stewart		75		25	25
Phoma cava Schulz.		25	25	25	25
Mortierella ramanniana (Moller) Linnemann			25		
Oidiodendron griseum Robak			25		
Exophiala sp.			25		50
Acremonium spp.			25	25	25
Arthrinium sp.				25	
Curvularia lunata (Wakker) Boedijn				25	
Fusarium sp.				25	
Penicillium thomii Maire				25	
Penicillium chrysogenum Thom				25	
Pestalotia sp.				25	
Tetrasporium sp. (?)				25	
Trichoderma hamatum (Bon.) Bain. aggr.				25	
Unidentified 4				25	25
Cylindrocarpon spp.					25
Ascochyta sp.					25
Ascomycetes					25
Aureobasidium pullulans (de Bary) Arnaud					25
Cylindrocarpon faginatum Booth					25
Penicillium implicatum Biourge					50
Sporobolomycets sp.					25
Trichoderma harzianum Rifai aggr.					25

Table 4. List of fungi on beech sapwood strips, litter leaves and twigs

Species	SS*	LL*	TW*
Acremonium spp.	+	+	+
Alternaria alternata	+	+	+
Aureobasidium pullulans	+	+	+
Aureobasidium spp.			
Basidiomycetes	+	+	+
Cladosporium cladosporioides	+	+	+
Epicoccum purpurascens	+	+	+
Gliocladium roseum	+	+	+
Mortierella ramanniana	+	+	+
Mortierella vinacea	+	+	+
Mortierella spp.	+	+	+
Mucor hiemalis	+	+	+
Penicillium spp.	+	+	+
Phoma cava	+	+	+
Phoma spp.			
Rhinocladiella spp.	+	+	+
Trichoderma harzianum	+	+	+
Trichoderma spp.	+	+	+
Aspergillus fumigatus	+	+	
Hyalodendron sp.	+	+	
Mortierella humilis	+	+	
Penicillium oxalicum	+	+	
Phoma glomerata	+	+	
Rhinocladiella intermedia	+	+	
Trichoderma polysporum	+	+	
Verticillium spp.	+	+	
Arthrobotrys sp.	+		+
Chloridium clavaeforme	+		+
Chloridium sp.	+		+
Codinaea sp.	+		+
Curvularia lunata	+		+
Dactylella sp.	+		+
Fusarium spp	+		+
Penicillium thomii	+		+
Ascomycetes		+	+
Arthrinium sp.		+	+
Cylidrocarpon spp.		+	+
Pestalotia sp.		+	+
Sporobolomyces sp.		+	+
Absidia glauca	+		
Acremonium butyri	+		
Botrytis cinerea	+		
Brachysporium nigrum	+		
Choanephora sp.	+		
Cladobotryum sp.	+		
Cladosporium macrocarpum	+		
Conioscypha sp. 1	+		
Conioscypha sp. 2	+		
Dactylella ellipsospoora	+		
Haplographium delicatum	+		
Imperfect state of a basidioemyce	+		
Mariannaea elegans	+		
Mortierella globulifera	+		
Penicillium multicolor	+		
Phaeoisaria clematidis	+		
Phialophora melinii	+		
Phialopora verrucosa	+		
Phoma sp. 1	+		
Trichoderma koningii	+		
Trichoderma pseudokoningii	+		
Ulocladium atrum	+		
Xenosporium indicum	+		
Unidentified 1	+		
Unidentified 2	+		
Unidentified 3	+		
Aspergillus clavatus		+	
Fusarium sp. (?)		+	
Hormonema sp.		+	
Nigrospora oryzae		+	
Paecilomyces sp.		+	
Unidentified 5.		+	
Unidentified 6.		+	
Ascochyta sp.			+
Cylindrocarpon faginatum			+
Endophragmia sp. (?)			+
Exophiala sp.			+
Gliocladium sp.			+
Oidiodendron griseum			+
Penicillium chrysogenum			+
Penicillium implicatum			+
Phialophora sp.			+
Phialophora sp.			+
Trichoderma hamatum			+
Unidentified 4			+

* SS, sapwood strips; LL, litter leaves; TW, twigs.

ではっきりした消長パターンを示したが（表1），落葉上では低頻度菌としてのみ出現した．

辺材片と落枝での共通種は7種あった．*Chloridium* sp. は両基質で珍しくない菌であったが，落葉から *Chloridium* 属菌は出現しなかった．

落葉と落枝に共通で試験片からは出現しなかった5種のうち，*Pestalotia* sp., *Sporobolomyces* sp. は通常樹上葉で生活する菌である．このような菌が本来直接接することのない辺材片に着生できるかどうかは不明である．

試料片——辺材の小片からのみ出現した種は26種であった．その大部分は多くても2回低頻度菌として記録されたのみであった．*Phoma* sp. 1 は，その消長パターンから第一次腐生菌に入れられると先に述べたが，辺材片にのみ出現したことから基質特異性があるように思われる．*X. indicum* はタケ類の枯死竿から発見された菌 (Ellis, 1976) でブナ辺材に特異的ではないが，優勢な第二波の腐生菌であったという結果から，落葉や落枝よりも辺材により親和性があるのかも知れない．また辺材片からは *Brachysporium nigrum* (Link) Hughes, *Conioscypha* spp., *H. delicatum*, *Phaeoisaria clematidis* (Fuckel) Hughes, *Phialophora* spp. など材や樹皮から発見され，あるいは普通に見られる菌が多い点が注目される．なお *D. ellipsospora*, *M. globulifera* も秋に高い頻度を示したが，両種とも基質と特別な関係をもつという報告はない．

落葉からのみ出現した8種のうち，*Hormonema* sp. と *Nigrospora oryzae* (Sacc.) Mason は樹上侵入菌の可能性が大きい．

落枝のみから記録されたのは11種であった．落枝からも暗色系の材に広く分布する菌が出現したが，辺材片と共通でないものがかなりある（表4）．

上述のように3種の基質の菌類相はそれぞれ特徴を持ち，各基質上に独特な菌類群集が成立していると考えられる．落葉上の菌類相は第一次腐生菌類と土壌菌類が主体であり，落枝上の菌類相は落葉上の菌類相に暗色系の菌を加えた形になっている．辺材片上で発達した菌類群集は本来樹上で生活する菌群を欠くが第一次腐生菌，土壌菌プラス暗色系菌から構成され落枝により近かった．しかし，暗色系の菌の構成は落枝の場合と若干異なっていると思われる。なお，種の多様さはサンプルの大きさや数が違いすぎて，この結果だけからは判断できなかった．

ブナ林のリター層は巨視的なスケールで見れば全体として統一のとれた1つの単位とみなせるが，スケールを小さくすれば様々な生息場所のモザイクである．その上に落下する枯葉や枯枝は1葉毎，および1本毎にそれぞれ固有の菌類群集が発達し遷移する．Swift (1976) が unit community と呼んだこのスケールの遷移の研究も興味深いが，ブナ林の林床である基質が分解される時起る菌類遷移の概要を把握するためには，今回用いたような標本抽出による方法が適していると思われる．筆者らは当初天然基質を選んで材分解に伴う菌類遷移を研究しようと考え検討したが，ブナ林の林床に供給される天然材基質は形，大きさ，構造，成分ともあまりにも多様で，全体を代表でき，かつ標本抽出法による調査が可能なものを発見できなかった．そこで次善の方法として辺材試験片をモデルとして研究することにした．辺材はブナ本体の構成部分でブナ林内で分解されること，構造・成分とも均質性が高いこと，同じ大きさの試験片を得易いなど，Swift (1982) が実験的手法で基質上の遷移を研究するための基質の条件として挙げた項目をほぼ満している．

試験片の大きさもまた重要である．木片が大きすぎればリター層上に置いた場合水の動きによって水，養分の勾配が生じ着生菌の多様性が増し，結果の解析を困難にする．一方，小さす

ぎると養分不足から典型的な遷移を支えることができない．今回用いた 78×5×5 mm の木片の大きさや形が最適なものとは思わないが，徳増(未発表)は実験区から2年3ヶ月後に回収した試料片の半数以上が白色腐朽あるいは褐色腐朽であることを確認した．さらに Levy (1982) は，材を土壌に接触させた場合に起る菌類遷移の極相は，腐朽菌が優占する相であるとしているから，今回用いた試験片は遷移を極相まで支えうる大きさであったことは確かである．

結果に示した菌類遷移のパターンは出現菌を侵入時期，FO の変遷などに基づきグループ分けし，各グループの消長を記載したもので，それぞれのグループは分解能力によって分類されたものではない．福田ら(未発表)は本研究で分離された約250菌株について，ブナ辺材腐朽力，スギ材腐朽力，セルロースおよびリグニンの分解力を実験的に評価した．その結果によれば，分解菌は白色腐朽菌1株（担子菌の1不完全世代），軟腐朽菌（*Conioscypha* 属菌の全菌株，*Phoma* および *Rhinocladiella* 属菌の一部菌株，*X. indicum* の一部菌株，*Hyalodendron* sp.），セルロース分解菌（大半の不完全菌，担子菌類），リグニン分解菌（*Gliocladium* 属菌の多く），上述の能力がごく弱いか持たないもの（ケカビ目菌類など）に分けられる．すなわち，6ヶ月間に消長がみられた60種余りの菌のうち，実際にブナ材を腐朽できるものはごく少数で，必ずしも高，中頻度菌ばかりではないことがわかる．そして不完全菌類の多くと担子菌の大半はセルロース分解力をもつものの，直接材の分解には関与していないと考えられる．

Levy (1982) は“くい”などの材基質が直接土壌に接触した場合の分解と，その原因となる微生物遷移に関する総説の中で，Clubbe の学位論文の内容を詳しく紹介している．それによれば Clubbe はカンバとマツのくいを地面に打ち込んで調査した菌類遷移とそれまでの同種の研究成果を検討し，分解に関与する微生物を6グループに分けたが，そのうちの5グループは菌類で占められる．すなわち，材へのコロナイザーは細菌であり，次に菌類の第一波 Primary moulds (Pm) が着生してくる．Pm は糖依存菌 (sugar fungi; Garrett, 1951) 的な生活をし，既存の開孔部からのみ材内に侵入する．続いて菌糸が暗色で，材を変色させる Stainers (S) が着生してくる．S は細胞壁を貫通でき材内に侵入するが，その生活は糖依存的である．S の一部は軟腐朽を起すことがある．土壌接触後約3ヶ月頃から不完全菌類，子のう菌類の材腐朽菌が侵入軟腐朽を起す．この腐朽菌群 Soft rots (Sr) に少し遅れて白色，褐色腐朽を起す担子菌類 (B) が侵入を開始し，最終的に優占する．Sr あるいは B の集落形成に随伴するように培養すると，強いセルラーゼ活性を示す菌が多くなる．Secondary moulds (Sm) と名付けられたこの菌群は腐朽菌の分解産物を利用して生活すると考えられ，Pm の種が Sm として活動することも多い．なお，防腐処理等で B の侵入が妨げられると Sr が分解の主役となる．今回の結果を Clubbe の区分，遷移パターンと比べてみると，第一波の腐生菌がピークを過ぎたと思われる3ヶ月後に *Conioscypha* spp., *Hyalodendron* sp. など軟腐朽菌が現われ，4ヶ月後には菌類相も大きく変化した点は基本的に Clubbe のパターンと一致した．ただし，Pm に相当すると思われる菌群には Clubbe が S あるいは Str と分類した菌が多数含まれていた．これは Clubbe がおもに材を鉱質土壌に接触させた場合に基づいて区分し，その結果，Pm には土壌中の根の初期コロナイザーである無色系の菌が多く含まれたのに対し，今回はリター層に接触させたため落葉落枝の初期コロナイザーである有色菌がまず辺材に侵入したためと考えられる．今回の調査で4ヶ月後に担子菌が中頻度を示したが，白色あるいは褐色腐朽菌ではなかった．岡田（未発表）は設置後1年1ヶ月後の試験片上の菌類相が，6ヶ月後と質的に大差

ないことを確認しているので，担子菌の腐朽菌の侵入はそれ以後であると考えられる．2年2ケ月後の菌類相におけるSあるいはSr菌の組成は6ケ月後と異なる種を半数含んでいたから(徳増，未発表)，これら菌群の中でも7ケ月以降も種交代が起ると思われる．

材に集落をつくる菌の順序はまた試験片を取り巻く環境によっても影響されるであろう．たとえば，4ケ月後に高温性菌の *A. fumigatus* が突然中頻度菌として現われ，5ケ月後以降出現しなかったことと，冷涼な気候下で優勢な *Trichoderma* である *T. polysporum* (Danielson and Davey 1973) が，逆に4ケ月後だけ出現しなかったことは，4ケ月後の回収が8月末で，最も暑い時期の終りに当ることを考慮すれば説明がつく．また，ケカビ目菌類は雨期や木片が落葉に埋れると多くなる傾向を示し，木片そのものあるいは周辺の湿潤度がこの菌群の消長に強い影響を及ぼしていることがわかった．

材のモデルとして採用した辺材片上の菌類相は，それらが置かれたブナ林リター層の落葉，落枝のそれと異なるものであったが，構成する菌群の数，種類は材基質である落枝により似ていると思われる．落枝は樹皮と材から成り立つが，それぞれ独自の菌類相が発達することが示されているから (Caldwell, 1963)，辺材片との主要な違いであったS, Sr菌の組成は樹皮の存在によって生じた可能性が高い．

ブナ林を腐朽できる菌の多くは辺材片からのみ分離された．しかし，*Rhinocladiella* 属菌は落葉と落枝からも，*Hyalodendron* sp. は落葉からも出現した．さらに *Arthrinium* sp. は落葉と落枝からのみ出現した（表4）．前出の福田ら（未発表）はブナ林から分離されたブナ材腐朽力を持つ菌は，全てスギ材に対する腐朽力を持たないことを見いだした．これらの事実は，ブナ林にはブナ材腐朽力を持つ菌が他の林より多い可能性を示唆するものと考えられる．また，ブナ辺材片を優占樹種の異なる林のリター層に置いた場合，異なる結果が得られる可能性が高いこと，そして，ブナ林林床に異樹種の材を置いた場合もブナ材上と異なる遷移が観察される可能性の高いことを示唆している．

謝辞——実験林の選定にあたりご助言をいただいた筑波大学菅平高原実験センター林 一六助教授に感謝致します．

摘　　要

ブナ極相林のリター層上に置いたブナ辺材片上の菌類遷移を6ケ月間追跡した．初期に侵入定着した菌は主に様々な植物基質上にす早く侵入する菌種であった．この菌群に続いて，担子菌類，材や樹皮上で普通にみられる不完全菌類，土壌菌類からなる第二波のグループが着生発達した．この調査期間内には材腐朽性の担子菌類が優占することはなかった．腐朽している辺材片上に発達した菌類相は，同じリター層中の腐朽葉や落枝上に発達した菌類相とは異なるものであった．

引 用 文 献

Caldwell, R. 1963. Observation on the fungal flora of decomposing beech litter in soil. Trans. Br. mycol. Soc. **46**: 249–261.

Chesters, C. G. C. 1950. On the succession of microfungi associated with the decay of logs and branches. Trans. Lincs. Nat. Un. **12**: 129–135.

Danielson, R. M. and Davey, C. B. 1973. The abundance of *Trichoderma* propagules and the distribution of species in forest soils. Soil Biol. Biochem. **5**: 485–494.

Ellis, M. B. 1976. "More dematiaceous hyphomycetes," C. A. B., Kew. 507 p.

Garrett, S. D. 1951. Ecological groups of soil fungi: a survey of substrate relationships. New Phytol. **50**: 149–166.

Hogg, B. M. 1966. Micro-fungi on leaves of Fagus sylvatica II. Duration of survival, spore vialbility and cellulolytic activity. Trans. Br. mycol. Soc. **49**: 193–204.

——— and Hudson, H. J. 1966. Micro-fungi on leaves of Fagus sylvatica L. I. The micro-fungal succession. Trans. Br. mycol. Soc. **49**: 185–192.

Hudson, H. J. 1968. The ecology of fungi on plant remains above soil. New Phytol. **67**: 837–874.

Levy, J. F. 1982. The place of basidiomycetes in the decay of wood in contact with the ground. In: "Decomposer basidiomycetes, their biology and ecology," (ed. by J. C. Frankland, Hedger, J. N. and Swift, M. J.), pp. 161–178. Cambridge University Press, Cambridge.

三浦宏一郎・工藤光代, 1970. 水生不完全菌のための一寒天培地. 日菌報 **11**: 116–118.

Park, D. 1968. The ecology of terrestrial fungi. In: "The Fungi, Vol. 3," (ed. by Ainsworth, G. C. and Sussmann, A. S.), pp. 5–39. Academic Press, New York.

Saito, T. 1956. Microbiological decomposition of beech litter. Ecol. Rev. **14**: 141–147.

———. 1957. Chemical changes in beech litter under microbiological decomposition. Ecol. Rev. **14**: 209–216.

———. 1966. Sequential pattern of decomposition of beech litter with special reference to microbial succession. Ecol. Rev. **16**: 245–254.

Swift, M. J. 1976. Species diversity and the structure of microbial communities in terrestrial habitats. In: "The Role of Aquatic and Terrestrial Organisms in Decomposition Processes," (ed. by J. M. Anderson and MacFadyen, A.), pp. 185–222. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

———. 1982. Microbial succession during the decomposition of organic matter. In: "Experimental Microbial Ecology," (ed. by R. G. Burns and Slater, J. H.), pp. 164–177. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

徳増征二. 1980. アカマツの落葉分解に関与する菌類の観察. "微生物の生態 7" (微生物生態研究会編), pp. 129–144. 学会出版センター, 東京.

上山昭則. 1961. 木材腐朽に関する基礎的研究. 京都大学農学部植物病理学研究室業績, 特別発表第11号, pp. 1–184.